

Variations saisonnières de la thermorégulation de la Musaraigne musette, *Crocidura russula* (Insectivores, Soricidés)

par

Jean-Pierre LARDET *

Avec 1 figure

ABSTRACT

Seasonal variation in the thermoregulation of *Crocidura russula* (Insectivores, Soricides). — The aim of this work is to measure seasonal differences of thermoregulatory capacities of a shrew species (*Crocidura russula*). Resting metabolism rate is the lowest for the wintering animals, in comparison with the summer ones, in the interval of ambient temperatures (T_a) between -10 and $+10^\circ\text{C}$. The wintering animals maintain normothermy till -10°C , while estival animals are hypothermic as $T_a \leq 0^\circ\text{C}$. This difference is probably in relation with the seasonal moults, inducing changes of fur isolation. Effectively, the conductance (=measure of heat deperdition) of the hibernants is only 85% off the summer one.

INTRODUCTION

Les homéothermes se caractérisent, notamment, par le pouvoir de maintenir leur température corporelle pratiquement constante. Lorsque la température ambiante diminue, la production interne de chaleur augmente afin de maintenir cette température corporelle à son niveau normal (DAWSON 1973). Lorsque la thermogénèse ne suffit plus à compenser les pertes de chaleur, la température de l'animal commence de décliner, jusqu'au moment où il mourra en état d'hypothermie (DEPOCAS *et al.* 1957).

* Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne, Suisse.

Une meilleure résistance au froid peut être envisagée grâce à deux changements adaptatifs (HEROUX 1974). Le premier consiste en une augmentation des capacités de production de chaleur afin de maintenir une température élevée dans un environnement froid. L'autre adaptation concerne le pelage et le plumage (voir par exemple SCHOLANDER *et al.* 1950). Ceux-ci, agissant sur l'isolation de l'animal, permettent de réduire les pertes de chaleur.

L'étude de ces caractères adaptatifs apporte une meilleure connaissance de l'écologie d'espèces vivants, toute ou partie de l'année, dans un environnement froid. Les musaraignes représentent un matériel d'étude intéressant dans ce contexte. En effet, du fait de leur petite taille et de leur comportement prédateur, elles sont confrontées, sous nos latitudes, à des problèmes énergétiques importants en hiver (GENOUD 1985).

Dans le présent travail, les problèmes d'adaptations saisonnières de la thermorégulation ont été abordés chez la musaraigne musette (*Crocidura russula*) afin de compléter les nombreux travaux sur le métabolisme réalisés chez cette espèce (FONS & SICART 1976; VOGEL 1976; NAGEL 1980, 1985; GENOUD 1981, 1985). Celle-ci, de répartition paléarctique, se trouve parfois confrontée à des températures hivernales très basses (GENOUD & HAUSER 1978), qui peuvent induire alors de véritables crises énergétiques. Différentes adaptations éthophysiologicals ont déjà été mises en évidence (GENOUD 1981, 1985), mais les conséquences des mues saisonnières sur l'isolation du pelage et leurs répercussions sur la thermorégulation n'ont pas été abordées.

Le but de ce travail est en conséquence de mettre en évidence d'éventuelles variations saisonnières du métabolisme, de la température corporelle et des capacités isolantes du pelage.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Animaux

Les musaraignes musettes (*Crocidura russula* Hermann, 1780) utilisées lors de ce travail provenaient de divers endroits de la région lausannoise (altitude de 400 à 650 m) ainsi que du pied du Jura vaudois (750 m). Les piégeages ont été effectués lors des hivers 1980-1981 et 1981-1982, fournissant 11 individus en conditions hivernales, ainsi que durant l'été 1981, fournissant également 11 individus.

En captivité, chaque animal disposait d'une cage (38 × 23 × 16 cm) de bois au fond recouvert de terre. Un nid garni de foin était à sa disposition. L'eau était disponible à volonté, alors que 5 grammes de viande étaient donnés quotidiennement.

La température de l'animalerie était de 18°C toute l'année, alors que la lumière restait allumée de 7 à 19 heures.

Mesures du métabolisme

Les mesures du métabolisme, des températures corporelles et de la conductance ont été effectuées aux températures de -9, -6, -3, 0, 5 et 10°C. Elles ont été réalisées dans les deux mois suivant la capture.

Le métabolisme a été mesuré sur une durée moyenne de deux heures, lors d'expériences réalisées au moyen d'une installation respirométrique dérivée du modèle décrit par HILDWEIN (1972). Après avoir été asséché, l'air est amené à des conditions standardisées de pression (1400 Torres), de température (40°C) et de débit (21 à 24 l/h). Un tel débit permet d'éviter que la concentration d'oxygène dans la boîte respirométrique (dont le

volume était de un litre) descende au-dessous de 20%. A sa sortie, l'air passe dans un analyseur paramagnétique d'oxygène (Taylor Servomex OA 184), pour y être dosé par comparaison avec un air de référence circulant dans les mêmes conditions de pression, de température, d'humidité et de débit. Un enregistreur (Philips PM 8245) enregistre en continu la consommation.

Le métabolisme des musaraignes au repos a été calculé à partir de la relation suivante, dérivée de DEPOCAS & HART (1957):

$$VO_2 = Vi (Fi O_2 - Fe O_2)$$

où VO_2 est la consommation d'oxygène, Vi le volume d'air arrivant dans la cage respirométrique, $Fi O_2$ et $Fe O_2$ les concentrations en oxygène mesurées avant et après cette cage. La production de CO_2 n'a pas été mesurée, mais un quotient respiratoire de 0.8 a été admis (GEBYZYNSKI 1965), ce qui peut entraîner une sous-estimation de VO_2 (de l'ordre de 4%). Dans ces conditions, un litre d'oxygène équivaut à 20.1 kJ. Le métabolisme spécifique est obtenu en divisant la consommation d'oxygène de l'animal au repos par son poids moyen durant l'expérience.

Mesures de conductance

La conductance est une mesure de la facilité avec laquelle la chaleur passe d'un organisme dans le milieu environnant (MCNAB 1980). On peut l'estimer à partir de la relation entre la température ambiante et le métabolisme au repos. Au-dessous de la zone de thermoneutralité, la conductance est égale à la pente de la droite de régression, pour autant que la température extrapolée à partir de cette droite pour un métabolisme nul soit égale à la température corporelle (MCNAB 1980). Si ce n'est pas le cas, il faut utiliser pour chaque détermination la relation suivante, dérivée de la loi de refroidissement de Newton (SCHOLANDER *et al.* 1950; MCNAB 1980):

$$VO_2 \text{ rep.} = C (T_c - T_a)$$

où: $VO_2 \text{ rep.}$ = consommation au repos (ml O_2 /g.h)
 C = conductance (ml O_2 /g.h. $^{\circ}C$)
 T_c = température corporelle ($^{\circ}C$)
 T_a = température ambiante ($^{\circ}C$)

En conséquence, la consommation d'oxygène et la température corporelle de l'animal ont été mesurées à l'occasion d'une période de repos. Cette dernière mesure se fait au moyen d'une sonde rectale reliée à un téléthermomètre YSI 42 (Kontron Analytik, Zürich). La profondeur d'insertion est de 20 mm environ, alors qu'il ne se passe guère plus de 30 secondes entre l'ouverture de la boîte et la mesure de la température corporelle.

RÉSULTATS

Il n'a pas été mis en évidence de différences liées au sexe des individus (tests de t entre les moyennes pour chaque sexe), ce qui correspond aux résultats de FREY (1980) pour *Suncus etruscus* et de GENOUD (1981) pour *Crocidura russula*. En conséquence, le tableau 1 donne, pour les hivernants et les estivants, les moyennes du poids, de la consommation d'oxygène au repos, de la température corporelle et de la conductance en fonction de la température ambiante. Ces valeurs sont représentées par la figure 1.

TABLEAU 1.

Moyennes et écarts types de la consommation d'oxygène au repos, de la température corporelle et de la conductance pour les individus estivaux et hivernaux

Individus estivaux (n = 11).

Température [°C]	-9	-6	-3	0	5	10
Consom. au repos en [mlO ₂ /g.h]	12.47 ± 0.95	11.52 ± 1.09	10.93 ± 1.37	10.30 ± 0.94	8.79 ± 0.96	7.24 ± 0.71
en % de la valeur prédite *	96.5	87.7	82.3	76.2	64.5	53.2
Poids [g]	13.6 ± 2.0	12.9 ± 1.8	12.5 ± 1.7	11.8 ± 1.4	11.5 ± 0.9	11.6 ± 1.1
Nombre de mesures	10	9	9	9	9	10
Temp. corporelle [°C]	32.5 ± 2.0	33.7 ± 1.2	34.1 ± 2.6	35.4 ± 1.0	36.5 ± 0.9	35.9 ± 1.4
Conductance [mlO ₂ /g.h.°C]	0.30 ± 0.04	0.28 ± 0.02	0.27 ± 0.06	0.28 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.29 ± 0.04
Nombre de mesures	7	6	5	5	5	5

Individus hivernaux (n = 11).

Température [°C]	-9	-6	-3	0	5	10
Consom. au repos en [mlO ₂ /g.h]	11.32 ± 0.64	9.86 ± 1.16	9.10 ± 0.96	8.60 ± 0.99	7.64 ± 1.20	6.39 ± 1.43
en % de la valeur prédite *	85.7	75.9	69.3	64.9	57.7	47.8
Poids [g]	12.7 ± 1.6	13.4 ± 2.0	12.9 ± 1.0	12.6 ± 1.6	12.2 ± 1.2	12.2 ± 1.3
Nombre de mesures	4	9	8	9	9	8
Temp. corporelle [°C]	34.3 ± 3.6	36.0 ± 0.2	36.1 ± 0.8	34.8 ± 1.5	35.5 ± 1.0	35.2 ± 1.0
Conductance [mlO ₂ /g.h.°C]	0.28 ± 0.01	0.22 ± 0.03	0.26 ± 0.04	0.24 ± 0.02	0.24 ± 0.03	0.25 ± 0.05
Nombre de mesures	2	3	3	5	6	6

* Selon LECHNER (1978): VO₂ max = 0.499.P^{0.678}

où: VO₂ max. est la consommation maximale (en mlO₂/min) et P le poids (en g).

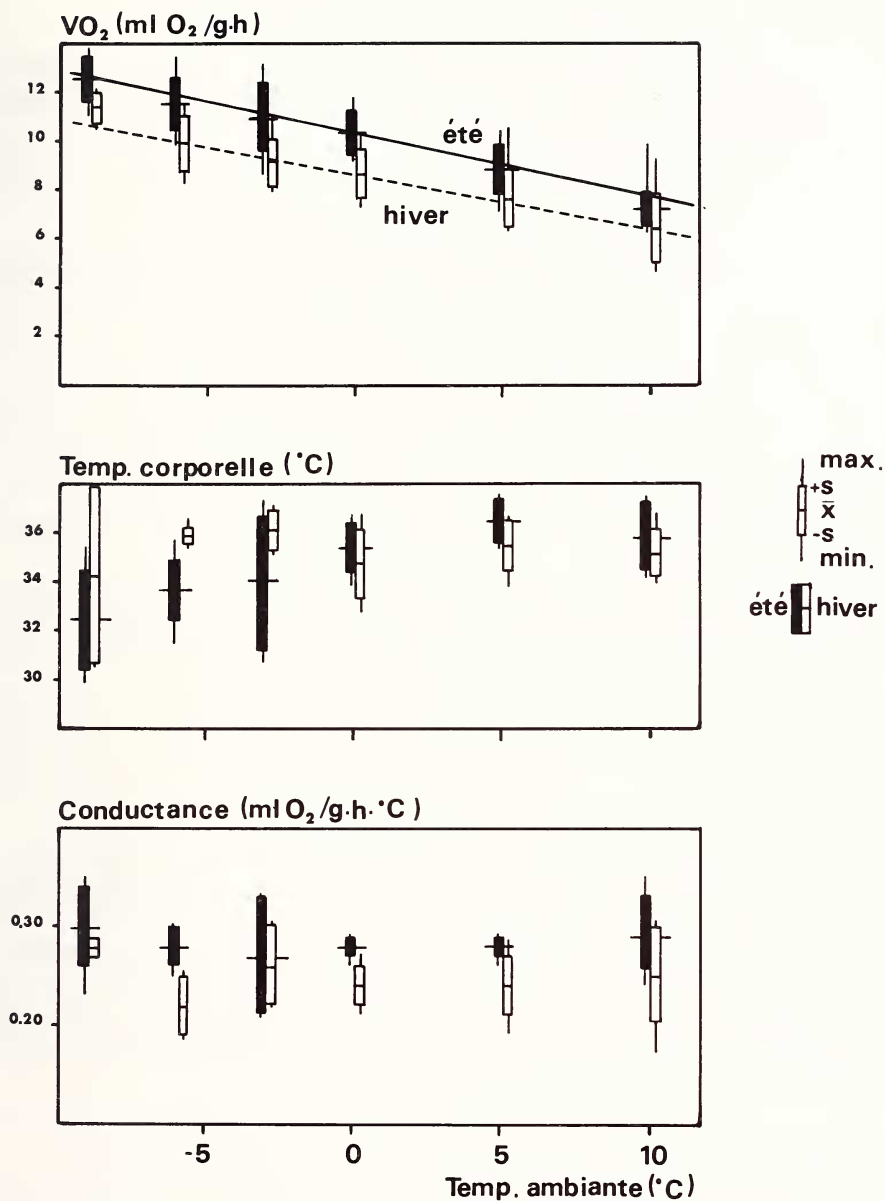


FIGURE 1.

Consommation d'oxygène (VO₂), température corporelle et conductance de *Crocidura russula* au repos, selon la température ambiante.

Consommation d'oxygène au repos

Les relations entre la consommation au repos et la température ambiante ne diffèrent pas significativement de la linéarité (dans l'intervalle de températures choisi tout au moins). Elles sont les suivantes (figure 1):

$$(1) \text{VO}_2 \text{ été} = -0.27 \text{ Ta} + 10.07 \quad (r=0.88, p<0.05)$$

$$(2) \text{VO}_2 \text{ hiver} = -0.23 \text{ Ta} + 8.65 \quad (r=0.77, p<0.05)$$

où VO_2 est la consommation au repos (en $\text{ml O}_2/\text{g.h}$) et Ta la température ambiante (en $^\circ\text{C}$).

En termes énergétiques, ces équations deviennent:

$$(3) \text{Mr été} = -1.51 \text{ Ta} + 56.19 \quad (r=0.88, p<0.05)$$

$$(4) \text{Mr hiver} = -1.28 \text{ Ta} + 48.27 \quad (r=0.77, p<0.05)$$

où Mr représente le métabolisme spécifique au repos (en W/kg).

L'intersection de ces droites avec l'axe des températures se fait à 37.3°C en été et à 37.8°C en hiver.

Leurs pentes ne sont pas significativement différentes (test de t , $p>0.05$).

Pour chaque température ambiante, la consommation moyenne en hiver est significativement inférieure à la consommation moyenne estivale (tests de t , $p<0.05$).

Température corporelle

Les valeurs moyennes de la température corporelle de *Crocidura russula* en hiver (tableau 1) ne diffèrent pas entre elles (tests de t , $p>0.05$). Entre -9 et $+10^\circ\text{C}$, la température corporelle moyenne est de $35.3 \pm 1.9^\circ\text{C}$ ($n=25$).

La température corporelle des individus estivaux reste stable entre 0 et 10°C ; elle vaut alors $35.9 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ($n=15$). Elle n'est pas différente de la valeur hivernale (test de t , $p>0.05$). Au-dessous de 0°C , elle diminue pour atteindre $32.5 \pm 2.0^\circ\text{C}$ ($n=7$) à -9°C . La différence avec les températures mesurées de 0 à 10°C est significative (test de t , $p<0.05$).

Conductance

La conductance ne varie pas, pour les deux groupes expérimentaux, avec la température ambiante (figure 1). En conséquence, elle vaut $0.245 \pm 0.033 \text{ ml O}_2/\text{g.h.}^\circ\text{C}$ en hiver ($n=25$) et $0.283 \pm 0.030 \text{ ml O}_2/\text{g.h.}^\circ\text{C}$ en été ($n=33$). La différence est significative (test de t , $p<0.05$).

DISCUSSION

Le métabolisme au repos (sans nid) de *Crocidura russula* est en hiver inférieur de 15% environ à celui de l'été. Une réduction similaire du métabolisme entre les 2 saisons a été observée, parmi les musaraignes, chez *Sorex araneus* (GEB CZYNSKI 1965) et *Blarina brevicauda*, espèce nord-américaine (RANDOLPH 1973). Elle a également été mise en évidence chez le Rongeur américain *Peromyscus leucopus* (WICKLER 1980).

Chez *Crocidura russula*, cette différence dans la production de chaleur se reflète partiellement au niveau des températures corporelles: pour chacun des deux groupes, elles restent semblables jusqu'à 0°C. Les valeurs obtenues sont d'ailleurs proches de celle que NAGEL (1980, 1985) donne (soit $34.5^{\circ}\text{C} \pm 1.8^{\circ}\text{C}$) entre 2 et 25°C. La normothermie est donc maintenue sans difficulté jusqu'à 0°C.

Pour des températures ambiantes inférieures, il faut distinguer les deux groupes séparément. Les hivernants sont en normothermie en tout cas jusqu'à la température de -6°C. On ne peut rien dire pour une température inférieure, les résultats étant trop peu nombreux. Les individus estivaux, eux, voient leur température corporelle décliner, malgré leur métabolisme qui continue d'augmenter. La production interne de chaleur permet pourtant de maintenir une différence élevée avec la température ambiante, mais elle ne suffit pas à combler les pertes de chaleur.

Les musaraignes musettes semblent donc posséder de meilleures capacités thermogéniques en hiver, ce que PLATT (1974) et MERRITT (1986) ont également démontré chez l'espèce américaine *Blarina brevicauda*. En hiver, le métabolisme mesuré chez *Crocidura russula* à -9°C ne représente que 85.7% du métabolisme maximal prévisible à partir du poids (selon la relation allométrique donnée par LECHNER (1978); voir tableau 1). Les individus estivaux ont eux un métabolisme mesuré valant 96.5% de la valeur maximale (tableau 1). Leur capacité de production de chaleur est donc probablement proche de ses limites physiologiques. Les hivernants ont par contre la possibilité d'augmenter leur thermogénèse et donc de supporter des températures ambiantes encore plus basses.

Ces différences saisonnières du métabolisme sont à mettre en relation avec des différences de conductance. En effet, la conductance mesurée en hiver (0.245 ml O₂/g.h.°C) chez *Crocidura russula* est inférieure à celle mesurée en été (0.283 ml O₂/g.h.°C). Ces valeurs représentent en hiver 86.6%, contre 98.4% en été, des valeurs prédites par les relations allométriques liant poids et conductance (HERREID & KESSEL 1967; BRADLEY & BEAVERS 1980), alors que les poids des individus des deux groupes saisonniers sont proches. La valeur que donne NAGEL (1980, 1985) (soit 0,29 ml O₂/g.h.°C) ne peut que difficilement servir de comparaison. Elle est en effet obtenue à partir de la relation linéaire déterminée entre le métabolisme et la température ambiante. Une réduction hivernale de la conductance a également été mise en évidence chez *Blarina brevicauda* (RANDOLPH 1973) et chez le Rongeur américain *Peromyscus leucopus* (WICKLER 1980).

Cette réduction saisonnière de la conductance est peut-être liée aux mues, également saisonnières. De nombreux auteurs (HEROUX 1961; BLIGH 1973; CHAPPELL 1980) mentionnent l'avantage que présente un pelage hivernal dense, donc plus isolant, par rapport au pelage estival plus clairsemé. Chez les musaraignes, BOROWSKI (1959) note une plus grande densité en hiver des poils de *Sorex araneus*. De plus, chez la même espèce, BIEBER & EICK (1974) observent une morphologie et une longueur différentes des poils selon la saison. Ce genre de travail n'a pas été fait sur *Crocidura russula* mais on peut supposer que de semblables phénomènes interviennent également chez cette espèce. Il reste toutefois à les étudier.

CONCLUSION

La répartition géographique et l'écologie sont liées, pour un petit endotherme, à la possibilité de maintenir l'homéothermie. Ainsi, la présence du Hamster *Phodopus sungorus* en Sibérie est en partie due à sa capacité de garder une température corporelle proche de 37°C, alors que la température extérieure atteint -35°C (HELDMAIER 1975). Cette espèce réduit ses dépenses énergétiques totales en hiver en perdant du poids (HELDMAIER & STEINLECHNER 1981).

Une réduction de poids en hiver se produit également chez les musaraignes du genre *Sorex*, ce qui a été interprété comme un moyen de réduire les dépenses énergétiques (PUCEK 1970). Ce «phénomène de Dehnel» ne se retrouve pas chez les espèces du genre *Crocidura*. Il se pourrait donc que *Crocidura russula* n'utilise comme moyen physique de réduire ses dépenses hivernales que d'éventuelles (probables?) modifications du pelage, à côté des possibilités physiologiques (torpeur) et comportementales (partage du nid, activité localisée à des endroits favorables) décrites par GENOUD (1981, 1985). Il serait dès lors intéressant d'étudier d'éventuelles modifications saisonnières de la thermogenèse chez les espèces du genre *Sorex*, au métabolisme particulièrement élevé (VOGEL 1976). Cela permettrait de compléter la connaissance des composantes de la stratégie énergétique que ces espèces ont développée pour augmenter leurs chances de survie en hiver.

REMERCIEMENTS

Ils s'adressent au professeur P. Vogel, directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Lausanne, chez qui ce travail a été réalisé, ainsi qu'au Dr M. Genoud, pour leurs remarques faites sur ce manuscrit.

RÉSUMÉ

Ce travail met en évidence des différences dans les capacités thermorégulatrices de musaraignes musettes (*Crocidura russula*) selon la saison. Ainsi, les individus capturés en été ont un métabolisme supérieur à celui des individus capturés en hiver pour des températures ambiantes (T°a) comprises entre -10 et +10°C. Les individus estivaux sont en état d'hypothermie pour des T°a ≤ 0°C alors que les hivernaux maintiennent leur température corporelle jusqu'à -10°C. Ceci est probablement une conséquence des mues saisonnières, qui modifient le pouvoir isolant du pelage. En effet, la conductance (= mesure des pertes de chaleur) des animaux en hiver est inférieure de 15% à celle des individus estivaux.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Stoffwechsel und die Körpertemperatur der Spitzmaus *Crocidura russula* wurden während des Sommers und des Winters untersucht, indem der Sauerstoffverbrauch in Ruhe bei verschiedenen Umgebungstemperaturen gemessen wurde. Der spezifische Stoffwechsel ist im Winter niedriger als im Sommer. Die winterlichen Tiere haben eine konstante Körpertemperatur bis zu einer Umgebungstemperatur von -10°C. Die Körpertemperatur der sommerlichen Spitzmäuse sinkt ab, wenn die Umgebungstemperatur unter 0°C fällt.

Das könnte eine Wirkung der jahreszeitlichen Haarwechsel sein: die Wärmeleitfähigkeit ist 15% niedriger im Winter als im Sommer.

BIBLIOGRAPHIE

- BIEBER, H. & G. EICK. 1974. Die Haarkleider der Waldspitzmaus *Sorex araneus*. *Z. Säugetierk.* 39: 257-269.
- BLIGH, J. 1973. Temperature regulation in mammals and other vertebrates. *North Holland, Amsterdam and London*, 436 p.
- BOROWSKI, S. 1959. Variations in density of coat during the life cycle of *Sorex araneus araneus*. *Acta theriol.* 2: 286-289.
- BRADLEY, S. R. et D. R. BEAVERS. 1980. A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 65: 465-476.
- CHAPPELL, M. A. 1980. Insulation, radiation and convection in small arctic mammals. *J. Mammal.* 61 (2): 268-277.
- DAWSON, T. J. 1973. Primitive Mammals. In: WHITTOW, G. C. (edit). Comparative physiology of thermoregulation, vol. 3 *Academic Press, New York*: 1-46.
- DEPOCAS, F. J. & J. S. HART. 1957. Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of Oxygen consumption of animals in open circuit system and in a short-log, closed circuit apparatus. *J. appl. Physiol.* 10: 388-392.
- DEPOCAS, F. J., J. S. HART & O. HEROUX. 1957. Energy metabolism of the white rat after acclimation to warm and cold environment. *J. appl. Physiol.* 10: 393-397.
- FONS, R. & R. SICART. 1976. Contribution à la connaissance du métabolisme énergétique chez deux Crocidurinés: *Suncus etruscus* et *Crocidura russula*. *Mammalia* 40: 299-311.
- FREY, H. 1980. Etude de la thermorégulation et du budget énergétique de *Suncus etruscus* (Soricidés, Insectivores). *Thèse, Univ. Lausanne*.
- GEBCZYNSKI, M. 1965. Seasonal and age change in the metabolism and the activity of *Sorex araneus*. *Acta theriol.* 10: 299-311.
- GENOUD, M. 1981. Contribution à l'étude de la stratégie énergétique et de la distribution écologique de *Crocidura russula* (Soricidae, Insectivora) en zone tempérée. *Thèse, Univ. Lausanne*.
- 1985. Ecological energetics of two European shrews *Crocidura russula* and *Sorex coronatus* (Soricidae, Mammalia). *J. Zool. Lond.* 207: 63-85.
- GENOUD, M. & J. HAUSSER. 1978. Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). *Terre Vie* 33: 539-554.
- HELDMAIER, G. 1975. Metabolic and thermoregulatory Responses to Heat and Cold in the Djungarian Hamster, *Phodopus sungorus*. *J. comp. Physiol.* 102: 115-122.
- HELDMAIER, G. & S. STEINLECHNER. 1981. Seasonal Control of energy Requirements for Thermoregulation in the Djungarian Hamster (*Phodopus sungorus*), Living in Natural Photoperiod. *J. comp. Physiol.* 142: 429-437.
- HEROUX, O. 1961. Climatic and temperature-induced changes in Mammals. *Revue Can. Biol.* 25: 55-68.
- 1974. Physiological adjustments responsible for metabolic cold adaptation and possible deleterious consequences. *Revue can. Biol.* 33: 209-222.
- HERREID, C. F. et B. KESSEL. 1967. Thermal conductance in birds and mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 21: 405-414.
- HILDWEIN, G. 1972. Métabolisme énergétique de quelques Mammifères et Oiseaux de la forêt tropicale. I. Conditions climatiques, matériel et méthodes. *Archs Sci. physiol.* 26: 379-385.

- LECHNER, A. J. 1978. The scaling of maximal oxygen consumption and pulmonary dimensions in small mammals. *Respir. physiol.* 34: 29-44.
- MCNAB, B. K. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiol. Zool.* 53: 145-156.
- MERRITT, J. F. 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in an appalachian mountain forest. *J. Mammal.* 67: 450-464.
- NAGEL, A. 1980. Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europaischer Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia). *Thèse, Univ. Tübingen.*
- 1985. Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europaischer Spitzmäuse (Soricidae). *Z. Säugetierk.* 50: 249-266.
- PLATT, W. J. 1974. Metabolic rates of short-tailed shrews *Blarina brevicauda*. *Physiol. Zool.* 47: 75-90.
- PUCEK, Z. 1970. Seasonal and age change in shrews as an adaptative process. *Symp. zool. Soc. Lond.* 26: 189-207.
- RANDOLPH, J. C. 1973. Ecological energetics of a homeothermic predator, the short-tailed shrew. *Ecology* 54: 1166-1187.
- SCHOLANDER, P. F., R. HOCK, V. WALTERS et L. IRVING. 1950. Adaptations to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol. Bull.* 99: 259-271.
- VOGEL, P. 1976. Energy consumption of European and African shrews. *Acta theriol.* 21: 195-206.
- WICKLER, S. J. 1980. Maximal thermogenic capacity and body temperature of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in summer and winter. *Physiol. Zool.* 53: 338-346.